Commonwealth Institute of Biological Control European Station
Delémont, Switzerland

Zur Verbreitung und Ökologie von *Formica fusca* L. und *F. lemani* Bondroit in den Hauptwaldtypen der mitteleuropäischen Gebirgswälder (zugleich ein Beitrag zum „Weißtannenproblem" im Thüringer Wald)[1]

Von O. Eichhorn

Mit 3 Abbildungen

Abstract

On the distribution and ecology of *Formica fusca* L. and *F. lemani* Bond. in the main forest types of central-European mountains (also a contribution to the "silver fir-problem" in the Thuringian Forest). In central Europe *F. fusca* and *F. lemani* are vicariant species. *F. fusca* inhabits the lowlands and the lower and intermediate mountain sites, and the respective forest types, whereas *F. lemani* inhabits the montane-subalpine coniferous forests, and the dwarf-shrub and alpine prairie regions.

Based on the number of habitats in which the species were present (constancy) *F. fusca* ranks sixth amongst all Formicidae, and based on the number of nests (abundancy) it ranks fourth. *F. lemani* is second in constancy and abundancy.

In the southern Black Forest, the Swiss Jura and the eastern alps the area of distribution of *F. fusca* is almost identical with that of the silver fir, whilst in the Thuringian mountains only *F. lemani* is present. From this it is concluded that the Thuringian Forest lies outside of the optimum of silver fir. This could help to explain the considerable decline of this tree species during the last centuries.

1. Untersuchungsgebiete, Material und Methode

Anläßlich von Untersuchungen zur Verbreitung und Ökologie der Ameisenfauna der mitteleuropäischen Gebirgswälder (Eichhorn 1962) wurde von den beiden Hilfsameisenarten *Formica fusca* Lin. und *F. lemani* Bondroit eine große Anzahl von Nestern erfaßt.

F. fusca und *F. lemani* sind zwei Arten, die makroskopisch nicht auseinandergehalten werden können, jedoch nach ihrer Beborstung an Hand von nur drei oder vier Tieren einwandfrei zu trennen sind. Bei *F. fusca* finden

[1] Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft am Forstzoologischen Institut der Universität Göttingen unter der Leitung von Prof. Dipl.-Ing. Dr. E. Schimitschek durchgeführt.

Z. ang. Ent. 68 (1971), 337–344
© 1971 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

sich auf dem Pronotum höchstens 2–3 borstenförmige Haare, bei *F. lemani* zahlreiche (YARROW 1954).

Das Material erlaubt es, die beiden Arten bezüglich ihrer Verbreitung und Oekologie zu charakterisieren und die tiergeographischen Befunde geben auch Hinweise auf ein noch ungelöstes pflanzengeographisches Problem,

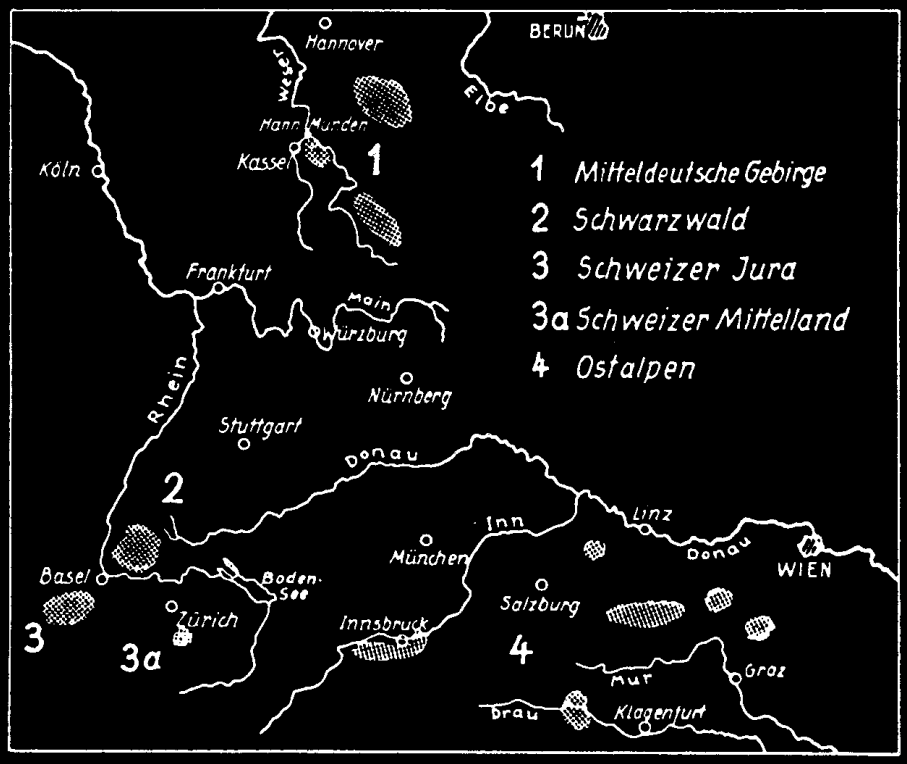

Abb. 1. Übersichtskarte der Untersuchungsgebiete

nämlich das der Weistannenverbreitung und des „Tannensterbens" im Thüringer Wald.

Die Untersuchungsgebiete sind in Abbildung 1 dargestellt. Sie umfassen die mitteldeutschen Gebirge (Harz, Thüringer Wald und Werrabergland; Aufnahmeregion 1), den Südschwarzwald (Aufnahmeregion 2), den Schweizer Jura und das Schweizer Mittelland (Aufnahmeregion 3) und die Ostalpen (Aufnahmeregion 4). Insgesamt wurden 115 Biotope aufgenommen; davon in den Regionen 1 und 2 je 18, in der Region 3 14 und in der Region 4 (Ostalpen) 65.

An Waldtypen wurden die in Abbildung 2 aufgeführten unterschieden. Die Aufnahmen wurden in Beständen aller Altersklassen (Jungkultur bis Altbestand) und z. T. auch auf unbestockten Flächen (Waldblößen, etc.) sowie oberhalb der Baumgrenze durchgeführt.

Methodisch wurde so vorgegangen, daß in jedem Biotop eine den gegebenen Verhältnissen angepaßte, repräsentative Anzahl Steine, Stöcke, Lagerholzstücke und Erdeinschläge auf Ameisen hin untersucht und die gefundenen Nester als Stein-, Stock-, Lagerholz- und Erdnester registriert wurden.

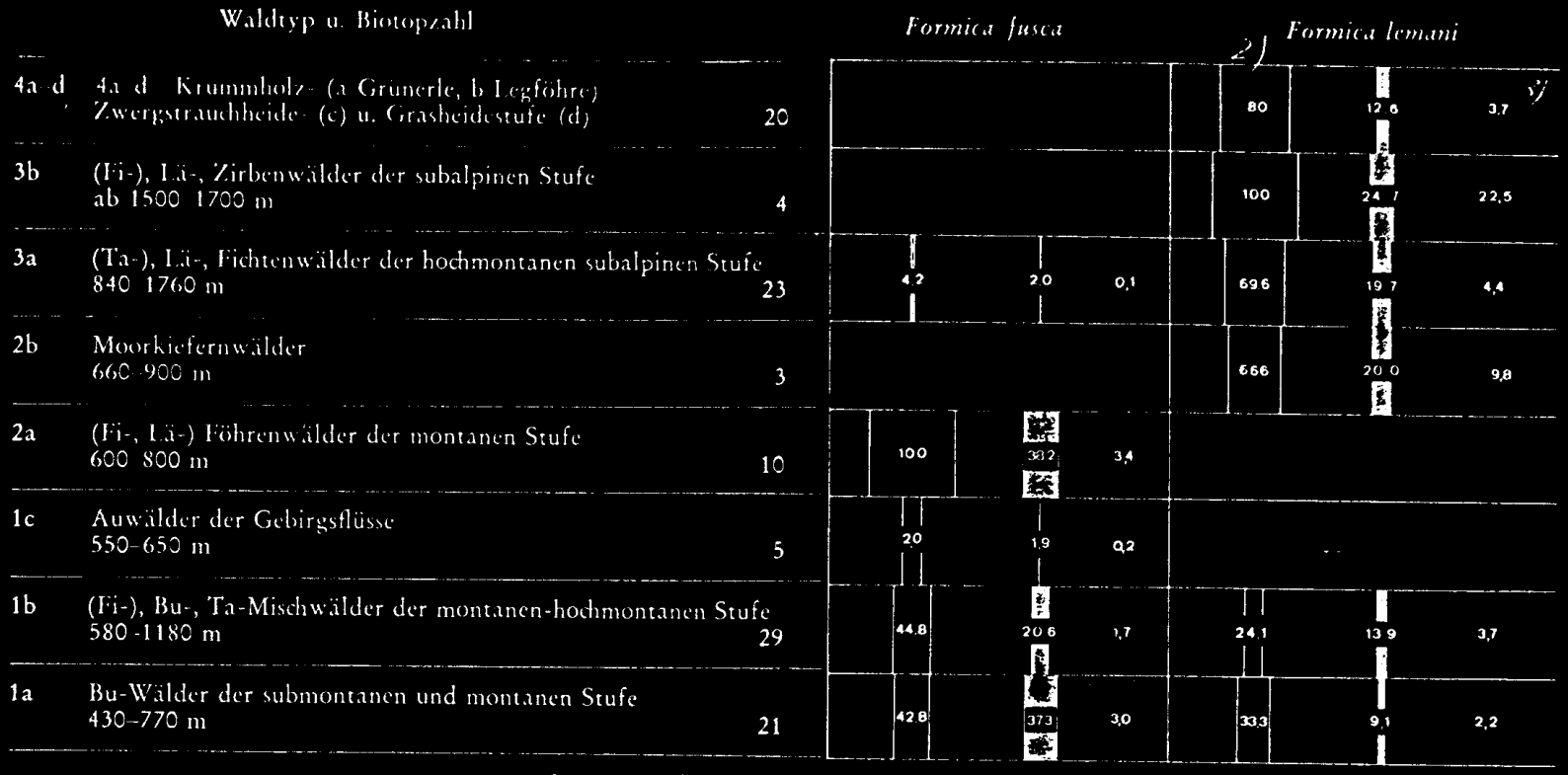

Abb. 2. %-Konstanz (weiße Säulen) und %-Abundanz (schwarze Säulen und Zahlenreihen) von *Formica fusca* und *F. lemani* in den Hauptwaldtypen mitteleuropäischer Gebirgswälder

2. Ergebnisse

Von *F. fusca* wurden in 35 (von 115) Biotopen 195 Nester gefunden. Die Art steht von allen Ameisenarten des Gebirgswaldes nach der Biotopzahl (= Konstanz) an 6. und nach der Nestzahl (= Abundanz) an 4. Stelle.

Das Vorkommen in den einzelnen Waldtypen nach % -Konstanz und % -Abundanz ist in Abbildung 2 dargestellt. In dieser Darstellung wird zum Ausdruck gebracht, in wieviel Prozent der von dem jeweiligen Waldtyp untersuchten Gesamtbiotopzahl die Art vorkam (% -Konstanz, linke, weiße Säule[2]) und wieviel Prozent der Gesamtnesterzahl von *F. fusca* und *F. lemani* auf die einzelnen Waldtypen entfallen (= % -Abundanz, rechte, schwarze Säule). Da unterschiedlich viele Biotope je Waldtyp aufgenommen wurden, würden die absoluten % -Abundanzwerte kein genaues Bild über das „Gewicht" der betreffenden Ameisenarten in dem jeweiligen Waldtyp ergeben. Die tatsächlichen Aufnahmeergebnisse wurden deshalb auf 10 Biotope pro Waldtyp reduziert.

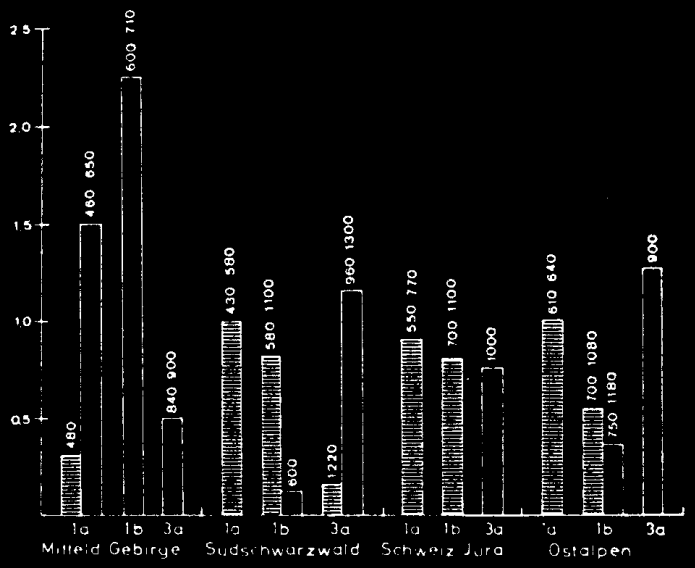

Abb. 3. Verbreitungsdiagramm von *Formica fusca* (= schraffiert) und *F. lemani* (= weiß) in den Waldtypen 1a, 1b und 3a (nach Aufnahmeregionen geordnet). Bezeichnung der Waldtypen wie in Abb. 2. Die Werte für die Säulen des Digramms resultieren aus einem Index, der sich aus der Summe der Abundanzwerte dividiert durch die Anzahl aller Biotope des betreffenden Waldtyps für jede Art ergibt. Als Beispiel sei erläutert, wie für *Formica lemani* die den Waldtyp 1a der mitteldeutschen Gebirge darstellende Säule entstand: *F. lemani* kam in den mitteldeutschen Gebirgen im Waldtyp 1a in 7 Biotopen mit Abundanzwerten zwischen 1–3 vor. Die Summe dieser Abundanzwerte beträgt 12. Diese Zahl dividiert durch die Gesamtbiotopzahl des Waldtyps 1a (= 8) ergibt den Wert für die Säulenhöhe von 1,5

Für jeden Waldtyp wird zusätzlich angegeben, in wieviel Prozent der untersuchten Proben die Arten vertreten waren[3]. Alle drei Werte (% -Konstanz, % -Abundanz und % -Abundanz bezogen auf die Gesamtprobenzahl) zusammen erlauben es, die waldtypenmäßige Verbreitung der beiden Ameisenarten darzustellen.

F. fusca kommt, regional gesehen, überall in Mitteleuropa vor und besiedelt vor allem die Ebene und die unteren und mittleren Gebirgslagen. Ihre obere Verbreitungsgrenze zeigt ein Gefälle von Süden nach Norden und vom atlantischen zum kontinentalen Klima. Sie bevorzugt ozeanisch-mildes Klima. Waldtypenmäßig

[2] Zu dieser Darstellungsweise (% -Konstanz) sei ein Beispiel genannt: Im Waldtyp 1a, den Buchenwäldern der submontanen und montanen Stufe, wurden 21 Biotope aufgenommen; in 9 davon kam *F. fusca* vor, also in 42,8 % der Biotope.

[3] Auch hierzu ein Beispiel: Im Waldtyp 1a wurden 1138 Steine, 750 Stöcke, 449 Lagerholzstücke und 496 m² Erde (= 2833 Proben insgesamt) auf Ameisen hin untersucht und 39 Stein-, 17 Stock-, 12 Lagerholz- und 16 Erdnester (= 84 Nester insgesamt) von *F. fusca* gefunden, d. h. bei 3 % der untersuchten Proben (rechte Zahlrenreihe in Abb. 2).

gesehen hat die Art im Südschwarzwald, Schweizer Jura und in den Ostalpen ihren Verbreitungsschwerpunkt in den submontanen, montanen Buchenwäldern (Waldtyp 1a), in den montanen, hochmontanen Buchen-, Tannen-, (Fichten-)Mischwäldern (Waldtyp 1b) und insbesondere in den warmen Föhrenheidewäldern (Waldtyp 2a). In diesen drei Waldtypen wurden rund 96 % aller ihrer Nester gefunden. Im Föhrenheidewald war sie in allen Biotopen vertreten (= 100 % Konstanz) und 3,4 % aller auf Ameisen untersuchten Steine, Stöcke, Lagerholzstücke und Erdeinschläge „enthielten" ein Nest der *F. fusca* (Abb. 2). Im lichten Föhrenwald nistet die Art auch im Inneren der Bestände, während sie in den kalten Buchenwäldern und auch in den (Fichten-), Buchen-, Tannen-Mischwäldern allenfalls auf Lichtungen und Blößen oder nahe an den Bestandesrändern ihre Nester anlegt. Sonst findet man sie im Bereich dieser Waldtypen (1a und 1b) nur auf Kultur- und Freiflächen. Die gegenüber dem Föhrenwald (2a) viel geringere Konstanz (42,8 % im Waldtyp 1a und 44,8 % im Waldtyp 1b) hängt z. T. damit zusammen, daß die Art in dichtgeschlossenen Beständen fehlt[4].

In den mitteldeutschen Gebirgen fehlt *F. fusca* nahezu vollständig und wird schon von 450 m über NN an von *F. lemani* ersetzt (Abb. 3). *F. fusca* kam hier nur in einem von 16 Biotopen der Waldtypen 1a und 1b vor, gegenüber *F. lemani*, die in 12 Biotopen festgestellt wurde. Der einzige, zum mitteleuropäischen Gebirgswald zu zählende Biotop, in dem *F. fusca* auftrat, war ein xerothermer Süd- bis Südosthang am Hohen Hagen bei Dransfeld (480 m). Es handelte sich um eine gutwüchsige 12jährige Fichtenkultur auf Basalt im Übergangsbereich zur collinen Stufe.

In der Rhön entspricht das Höhenvorkommen von *F. fusca* und *F. lemani* denjenigen im Harz, Thüringer Wald und Werrabergland. In Höhenlagen zwischen 400 und 900 m herrscht *F. lemani*, während *F. fusca* erst in tieferen Lagen bei 300 m und darunter auftritt (GÖSSWALD u. HALBERSTADT 1961).

Um Hinweise über die relative Häufigkeit der einzelnen Nesttypen zu erhalten, wurde errechnet, wieviel Prozent der untersuchten Steine, Stöcke, Lagerholzstücke und Erdeinschläge ein Nest aufwiesen, und zwar in allen Waldtypen zusammengenommen, in denen die Art vorkam (s. Tabelle).

Bei *F. fusca* ergeben sich nur geringe Unterschiede bezüglich der Nesttypen. Sie nistet in Erd-, Stein- und Stocknestern in fast gleicher Häufigkeit; im Lagerholz nistet sie etwas seltener. Auf feuchtem, grasbewachsenem Boden werden nach GÖSSWALD (1932) Erdkuppelbauten errichtet, durch die die Nestoberfläche vergrößert und mehr Wärme absorbiert wird.

F. lemani kam in 54 Biotopen mit 486 Nestern vor und steht sowohl nach der Biotopzahl (= Konstanz) wie auch nach der Nestzahl (= Abundanz) an zweiter Stelle von allen Ameisenarten des Gebirgswaldes.

Die Art hat ihren Verbreitungsschwerpunkt im Südschwarzwald, Schweizer Jura und in den Ostalpen im hochmontanen-subalpinen Nadelwaldgürtel (Waldtypen 3a, 3b), in der Krummholzregion (4a u. b) und in den Zwergstrauchheiden (4c). In diesen Waldtypen ist *F. lemani* die mit Abstand konstanteste Art (Abb. 2). In den montanen Moorkiefernwäldern kommt sie ebenfalls regelmäßig vor (66,6 % Konstanz) und sie vertritt *F. fusca* im

[4] Im Waldtyp 1a (21 Biotope) wurden 11 Bestände und 10 Kulturen (bzw. Freiflächen) aufgenommen, im Waldtyp 1b (29 Biotope) 13 Bestände und 16 Kulturen.

nördlichen Mitteleuropa in Mooren bzw. anmoorigen Biotopen der Ebene und collinen Stufe.

In den alpinen Grasheiden (4d) fand ich keine Dauernester von *F. lemani*, sondern nur Weibchen bei der Koloniegründung. SCHAUER-SCHIMITSCHEK (1968) stellte jedoch im Oetztal in der unteren Grasheidestufe Dauernester fest.

In den Ostalpen, die z. T. schon kontinentalen Klimacharakter aufweisen, findet sich *F. lemani* zuweilen auch in Höhenlagen, die im mehr maritimen Schwarzwald und Schweizer Jura von *F. fusca* besiedelt werden. So fand MALICKY (1968) *F. lemani* in Geröllhalden am Mittersee bei Lunz bei etwa 800 m.

In den mitteldeutschen Gebirgen (Aufnahmeregion 1) ersetzt *F. lemani* die mit ihr vikariierende Art *F. fusca* und tritt bereits im Bereich der submontanen und montanen Buchenwälder (Waldtyp 1a) und der montanen-hochmontanen (Fichten-), Buchen-, Tannen-Mischwälder (Waldtyp 1b) an die Stelle der *F. fusca*[3] (vgl. hierzu Abb. 3).

F. lemani wurde nur zweimal zusammen mit *F. fusca* im gleichen bzw. benachbarten Biotop angetroffen. Im Höllental im Südschwarzwald lebte die Hilfsameise zusammen mit *F. sanguinea* Latreille und *Tetramorium caespitum* L. unter einem Stein 40 m hangaufwärts von einem *fusca*-Nest (600 m). In der Mühlau bei Admont nistete *F. lemani* im geschlossenen 80- bis 85jährigen Fichten-Buchen-Wald, während die vorgelagerte 10jährige Kultur von *F. fusca* besiedelt war (750 m). Hier zeigte sich das auch bei anderen „Artenpaaren" beobachtete Phänomen, daß die Art, deren Verbreitungsschwerpunkt im Gebirge höher liegt, in tieferen Lagen ins Waldinnere ausweicht, während die Art mit dem tiefer liegenden Verbreitungsschwerpunkt dort konkurrenzfähig genug zu sein scheint, den „Platz an der Sonne" zu behaupten. In ihrem Hauptverbreitungsareal meidet *F. lemani* geschlossene Bestände ebenso wie *F. fusca*; hier fehlt aber auch der Konkurrenzdruck durch letztere.

ADELI (mündl. Mitt.) fing *F. lemani* in Äthylenglycolfallen in einem moorartigen Biotop bei der Sababurg im nordhessischen Hügelland in 300 m Seehöhe.

Nach FRANZ (1943) ist *Formica fusca fusco-gagates* Forel in den mittleren Hohen Tauern die häufigste Ameise und steigt bis 2300 m empor. Seine Tiere wurden von GÖSSWALD determiniert und mit diesem Namen belegt. Aus den Aufzeichnungen geht hervor, daß es sich bei dieser Form um die heutige *F. lemani* handelt. Nach YARROW (1954) und COLLINGWOOD (1958) bewohnt *F. lemani* auf den Britischen Inseln das Hochland und in der Ebene

Relative Häufigkeit der Nesttypen bei *Formica fusca* und *F. lemani* in den mitteleuropäischen Gebirgswäldern in Prozent der untersuchten Proben

	Steinnester	Stocknester	Lagerholznester	Erdnester
F. fusca	2,5	2,3	1,8	2,7
F. lemani	3,5	4,5	3,7	4,3

[3] Die den Waldtyp 1a betreffenden Säulen (%-Konstanz und %-Abundanz) der Abbildung 2 basieren ausschließlich, die den Waldtyp 1b betreffenden überwiegend auf dem Auftreten der *F. lemani* in diesen Waldtypen der mitteldeutschen Gebirge (Aufnahmeregion 1).

die Moore und ihre Verbreitung überlappt sich mit der von *F. fusca* in großen Teilen Mittelenglands („Central Britain").

F. lemani nistet im Gebirgswald fast gleich häufig in Stock- und Erdnestern und ist auch nur wenig seltener unter Steinen und im Lagerholz zu finden (s. Tabelle). Oberhalb der Baumgrenze legt sie ihre Nester überwiegend unter Steinen an, in der Grasheidestufe nach SCHAUER-SCHIMITSCHEK (1968) sogar ausschließlich.

3. Hypothetische Folgerungen auf der Grundlage der tiergeographischen Verbreitung von *Formica fusca* und *F. lemani* bezüglich des „Weißtannenproblems" im Thüringer Wald

Es ist überraschend, daß *F. fusca* in den mitteldeutschen Gebirgen fehlt, während sie im Schwarzwald, Schweizer Jura und z. T. auch in den Ostalpen bis über 1000 m emporsteigt und am Schauinsland bei Freiburg i. Br. an einer Stelle, wo sich die Buche noch natürlich verjüngt, sogar bei 1220 m Seehöhe vorkommt. Die beträchtliche Verschiebung der oberen Verbreitungsgrenze dieses Tieres von den mitteldeutschen Gebirgen nach dem Schwarzwald hin – sie beträgt 700 m – deutet auf große Klimaunterschiede zwischen diesen beiden Regionen hin.

Weil *F. fusca* im Schwarzwald, Schweizer Jura und in den Ostalpen die Buchen-Tannen-Zone gewöhnlich nicht übersteigt, innerhalb dieser Zone aber stetig ist (vgl. Abb. 3), kann man sie geradezu als Begleiterin des Buchen-Tannen-Waldes bezeichnen und als Faustregel postulieren: Wo *F. fusca* in diesen Gebirgen fehlt, fehlt meist auch von Natur aus die Tanne und oft auch die Buche. Die obere Verbreitungsgrenze der beiden Baumarten und dieses Tieres deckt sich jedenfalls, von örtlichen Ausnahmen abgesehen, überraschend gut.

Im Harz wurde die Buche in den letzten Jahrhunderten nachweislich von der Fichte zurückgedrängt. Nach BORCHERS (1961) ist das nicht allein auf falsche Wirtschaftsmaßnahmen zurückzuführen, sondern auf eine Klimaänderung[6]. Wenn sich diese Auffassung als richtig erweist, wäre damit wohl auch die Tatsache geklärt, weshalb die Weißtanne heute im Thüringer Wald weitgehend fehlt und nur noch im wärmebegünstigten Schwarzatal ein größeres Refugium besitzt, obwohl sie noch im 17. Jahrhundert örtlich bis 30 % der Bestockung ausmachte, wie aus alten Waldbereitungsprotokollen hervorgeht (DAHINTEN 1938, EICHHORN 1949). Die Buche im Harz und die Weißtanne im Thüringer Wald müssen in ihrer Konkurrenzfähigkeit beeinträchtigt worden sein, anders ist eine so einschneidende Veränderung des Waldbildes kaum denkbar. Eine wettbewerbsfähige Baumart kann unter zusagenden Klimabedingungen durch falsche Wirtschaftsführung allein nicht so weit ausgerottet werden, wie es mit der Tanne im Thüringer Wald geschah. Daß aber dort heute kein „Tannenklima" mehr herrscht, scheint das Fehlen der *F. fusca* zu beweisen. Sie wird durch *F. lemani* vertreten, die die Begleitart der hochalpinen-subalpinen Nadelwälder und der nach oben anschließenden Gebirgsregionen ist.

[6] Vortrag gehalten am 27. Februar 1961 anläßlich der Gedenkfeier der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen in Hann. Münden zum 150. Geburtstag von HEINRICH CHRISTIAN BURCKHARDT.

Der Thüringer Wald bildet den nordwestlichen Vorposten des natürlichen Weißtannenareals. Im Harz fehlt die Tanne (DENGLER 1912, RUBNER 1953). Daraus ist zu schließen, daß die Holzart im Thüringer Wald wohl aus klimatischen Gründen ihre Verbreitungsgrenze erreicht. Im ökologischen Grenzbereich genügt aber oft eine geringe Klimaänderung, um die Existenz einer Baumart in Frage zu stellen. Diese (vielleicht geringfügige) Klimaverwerfung scheint im 17./18. Jahrhundert eingetreten zu sein. Die Erörterung zeigt, daß man das „Tannenproblem" auch vom tiergeographischen Standpunkt aus betrachten kann.

Literatur

COLLINGWOOD, C. A., 1958: A key to the species of ants (Hymenoptera, Formicidae) found in Britain. Trans. Soc. Brit. Ent. **13**, 69–96.

DAHNEN, F., 1938: Geschichte der Heimat, IV. Teil. Verl. Carl Beck, Eisfeld.

DENGLER, A., 1912: Die Horizontalverbreitung der Weißtanne. Mitt. a. d. forstl. Versuchswesen Preußens.

EICHHORN, O., 1949: Über die geschichtliche Entwicklung von Handwerk und Industrie im Forstamtsbezirk Unterneubrunn. Seminararbeit bei der Forstlichen Abteilung der Universität Freiburg i. Br.

— 1962: Zur Ökologie der Ameisen mitteleuropäischer Gebirgswälder. Habilitationsschrift an der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen.

FRANZ, H., 1943: Die Landtierwelt der mittleren Hohen Tauern, Beitrag zur tiergeographischen und -soziologischen Erforschung der Alpen. Denkschr. Akad. Wiss., Wien, math.-naturw. Kl. 107 S.

GOSSWALD, K., 1932: Ökologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren Maingebietes. Z. wiss. Zool. **142**, 1–156.

— und HALBERSTADT, K., 1961: Zur Ameisenfauna der Rhön. Abh. Naturwiss. Ver. Würzburg **2**, 27–34.

MALICKY, H., 1968: Faunistische und ökologische Notizen über Ameisen (Formicidae, Hymenoptera) aus dem Burgenland und aus Niederösterreich. Wiss. Arbeiten Bgld. **40**, Eisenstadt, 69–78.

RUBNER, K., 1953: Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaues. Vierte Aufl., Neumann Verlag, Radebeul u. Berlin, 583 S.

SCHAUER-SCHMITSCHEK, G., 1968: Siedlungs- und Überwinterungsverhalten der Ameisen in der alpinen Stufe. Verh. d. Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Innsbruck. Akad. Verlagsg. Geest & Portig K.-G., Leipzig, 729–734.

YARROW, I. H. H., 1954: The British ants allied to *Formica fusca* L. (Hym. Formicidae). Trans. Soc. Brit. Ent. **11**, 229–244.